www.unal.edu.co/icn/publicaciones/caldasia.htm Caldasia 27(2):311-329. 2005

DIVERSIDAD DE LA FAUNA DE ARTROPODOS TERRESTRES EN EL HUMEDAL JABOQUE, BOGOTÁ-COLOMBIA[1]

Diversity of terrestrial fauna of arthropoda at Jaboque wetland, Bogotá-Colombia

DAVID SÁNCHEZ-N.
Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. deisand@hotmail.com

GERMÁN D. AMAT-GARCÍA
Grupo de investigación en Insectos de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. gdamatg@unal.edu.co

RESUMEN

En el Humedal Jaboque, ubicado dentro del perímetro urbano de la ciudad de Bogotá, se estudió la composición taxonómica y trófica, la riqueza y la diversidad de la fauna de artrópodos terrestres asociada a cinco comunidades de vegetación cuyas especies dominantes eran: *Juncus effusus*, *Juncus effusus* y *Polygonum punctatum*; *Schoenoplectus californicus*, *Typha latifolia* y *Bidens laevis*. Se colectaron 8944 individuos que representan una biomasa seca de 9757.8 mg., correspondientes a 212 morfoespecies, 48 familias y siete órdenes de artrópodos; cifras que califican a este humedal altoandino como un centro de alta concentración de especies de artropodos. Las familias Ephydridae, Chironomidae y Muscidae del orden Diptera se destacan por sus altos niveles de riqueza, abundancia y biomasa. Se identificaron seis tipos de patrones de distribución al evaluar la abundancia relativa y la selección de hábitats en las familias de artrópodos. Se detectaron 16 morfoespecies que tienen probablemente ingerencia en la reproducción de algunas plantas cuyos individuos adultos son visitantes florales de especies de las familias Asteraceae y Poaceae, taxones conocidas por presentar estrategias de polinización entomófila y anemófila, respectivamente.

Palabras clave. Arthropoda, comunidades de artrópodos, humedales, región andina, Colombia.

ABSTRACT

In the Jaboque wetland, located within Bogotá´s urban perimeter, we studied the taxonomic and trophic composition, the richness and the diversity of arthropod fauna associated with five plant communities dominated by: *Juncus effusus*, *Juncus effusus–Polygonum punctatum*, *Schoenoplectus californicus, Typha latifolia* and *Bidens laevis*. These vegetation communities are important because their great coverage within the wetland and their successful establishment under low perturbation conditions. 212 morphospecies were identified distributed in 48 families and seven

---

[1] Proyecto de investigación incluido en el Convenio de Investigación Aplicada en restauración ecológica en el humedal de Jaboque. Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá-Universidad Nacional de Colombia.

orders. This richness qualifies the high andean wetlands, submitted to low perturbations conditions as centers of high concentration of arthropods species. Along the study 8944 individuals were collected representing a dry biomass of 9757.8mg. The order Diptera and its families Ephydridae, Chironomidae and Muscidae outstand by its predominance in richness, abundance and biomass level. Within the vegetation communities considered we appreciate a variable arthropod fauna in composition, high diversity of morphospecies and complex trophic diversity. There were also found six types of distribution patterns. Arthropod fauna elements were identified (16 morphospecies) that possibly have reproduction inference to some plants of the wetland, because of its floral visitor behaviour. Plants of the Asteraceae family, with an entomophilous pollination estrategy and the Poaceae family with an anemophilous strategy presented the highest concentration of anthophilous insects.

Key words. Arthropoda, arthropod communities, wetland, andean region, fauna of Colombia.

INTRODUCCIÓN

Los humedales son sistemas caracterizados por poseer una alta productividad vegetal, que alimenta subsecuentemente una red trófica conformada por zooplancton, artrópodos, otros macroinvertebrados, reptiles, aves y mamíferos relacionados directa o indirectamente con las masas de agua. Sin embargo, la producción es tan elevada que gran parte de la biomasa no alcanza a ser consumida directamente y muere (Márquez 2003), generando un exceso de materia orgánica, que junto con la humedad favorece el crecimiento de hongos, bacterias, invertebrados detritívoros y artrópodos terrestres.

La riqueza y la abundancia de artrópodos en los humedales, por lo menos en la región andina de Colombia, depende de varios factores como su historial paleoecológico, su régimen climático, sus dimensiones, las características del espejo de agua, la heterogeneidad de los hábitats, el tipo de vegetación y sus condiciones de manejo (Amat & Blanco 2003). La composición y riqueza de especies de artrópodos en los humedales también está relacionada con varios factores de perturbación antrópica como los depósitos de rellenos, el establecimiento de ganado y la acumulación de basuras y aguas residuales (Amat & Quitiaquez 1998).
La proliferación de insectos en los humedales, especialmente de dípteros, es explotada como recurso alimenticio por las aves, que están muy bien representadas en estos ecosistemas; otros grupos como anfibios y algunos mamíferos tienen dietas insectívoras. La polinización de la flora nativa del humedal es llevada a cabo por algunas especies de insectos, lo cual evidencia junto con los factores mencionados anteriormente la importancia trófica y ecológica de los artrópodos en estos ecosistemas.

Los estudios sobre la composición, la riqueza y la distribución de las especies de artrópodos terrestres de humedales colombianos se han concentrado en hábitats de montaña, como son los humedales bogotanos de La Conejera (Amat & Gilede 1998, com. pers.), de Juan Amarillo (Amat & Quitiaquez 1998) y de once humedales de la Sabana de Bogota (Amat & Blanco 2003); en estos estudios se dan a conocer diversos aspectos sobre composición, riqueza, abundancia y diversidad de las comunidades de artrópodos a nivel de unidades de vegetación; la relación de grupos de artrópodos con hábitos alimenticios bajo diferentes factores de perturbación y su función dentro de la dinámica ecológica del humedal. Andrade & Amat (2000) elaboraron una guía sobre insectos de Santa Fe de Bogotá en la que dieron a conocer especies representativas de humedales.

Los estudios sobre artrópodos de humedales de las regiones templadas son de gran interés desde el punto de vista de su enfoque metodológico. Keiper *et al.* (2002),por ejemplo, estudiaron la fauna artrópoda en humedales de Norteamérica y recopilaron información relacionada con la composición, riqueza, abundancia poblacional, hábitos alimenticios y distribución, especialmente de las familias de Diptera, suborden Cyclorrapha. De Szalay & Resh (2000) estudiaron la influencia de la cobertura de las plantas emergentes sobre los mecanismos de colonización de especies de insectos terrestres en un humedal de California.

La presente investigación explora la diversidad de la fauna de artrópodos presente en el Humedal Jaboque, un humedal representativo de la región altoandina de Colombia, dando a conocer su organización trófica y la composición de los insectos antófilos asociados con algunas plantas del humedal.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El humedal Jaboque se localiza al occidente de Bogotá, en la localidad de Engativá, coordenadas 4º 50 norte y 74º 10 oeste cerca del aeropuerto internacional El Dorado y la autopista a Medellín. Abarca aproximadamente 147, 5 hectáreas y presenta una altitud promedio de la cota de ribera de 2560 m. Es factible considerar tres zonas principales denominadas de acuerdo con la conservación y extensión de las comunidades vegetales y con el grado de afectación antrópica: zona de intervención, zona de transición y zona conservada**.** (O. Rangel, com. pers.). La estacionalidad climática de la zona es debida a dos períodos de lluvias: de marzo a mayo y de septiembre a noviembre y a dos períodos secos, el primero de diciembre a marzo y el segundo de junio a agosto (Hernández *et al.* 2003).

Delimitación espacial de las comunidades de artrópodos

El muestreo se ejecutó en la zona conservada del Humedal Jaboque, en cinco de las trece comunidades de vegetación caracterizadas y cartografiadas por Hernández *et al.* (2003):

Juncal de *Juncus effusus*. Se distribuye en el Humedal Jaboque en sitios terrizados hasta sitios con espejo de agua de buena profundidad conformando Juncales con individuos de 1.5m de altura. El estrato arbustivo es dominado por *Juncus effusus*, en el estrato herbáceo en cambio dominan *Pennisetum clandestinum, Juncus effusus y Bidens laevis* con una cobertura promedio de 17%. (Hernández *et al,* 2003)

Juncal de *Schoenoplectus californicus.* Esta comunidad se distribuye en sitios inundados o planos, de sustrato arcilloso, es abundante en las riberas del humedal. Su fisonomía esta dada por un estrato arbustivo con 60% de cobertura, dominado por *Schoenoplectus californicus*; un estrato herbáceo con 17% de cobertura dominado por *Bidens laevis, Cyperus rufus, Ludwigia peploides, Nasturtium officinale, Pennisetum clandestinum*, *Pteridium aquilinum*, *Solanum americanum* y *Rumex* sp.

Totoral de *Typha* "*latifolia*". Presenta un estrato arbustivo con un promedio de cobertura de 50% conformado por *Typha latifolia* y un estrato herbáceo con 20% de cobertura promedio representado por *Bidens laevis*, *Pennisetum clandestinum* y *Eleocharis macrostachya*.

Herbazal de *Polygonum punctatum*. Herbazal de 70 cm de alto donde predomina

Polygonum punctatum; entre las especies asociadas se encuentran *Hydrocotyle ranunculoides, Bidens laevis* y *Glyceria fluitans.* Sobre los tallos de *Polygonum punctatum* se encuentra la enredadera *Cuscuta indecora.* Esta comunidad se encuentra en sitios inundados y en lugares alterados por efecto de obras civiles y urbanización.

Camalotal de *Bidens laevis.* Esta comunidad puede estar enraizada en el sustrato, en sitios encharcados o/y formando tapetes densos que flotan sobre el espejo de agua. El estrato superior es ocupado por *Bidens laevis, Hydrocotyle ranunculoides, Ludwigia peploides* y *Pennisetum clandestinum.* En el estrato inferior se encuentran *Hydrocotyle ranunculoides* y *Ludwigia peploides.*

Muestreo de la fauna de artrópodos terrestres. Los muestreos se cumplieron en jornadas diurnas, entre 1 y el 10 de agosto del 2004, dentro de cada una de las cinco unidades de vegetación seleccionadas. En cada una de estas se ubicaron aleatoriamente, y de acuerdo con una selección de micrositios por estrato, los diferentes tipos de trampa (Tabla 1). En el estrato rasante se colocaron diez trampas de caída (pitfall) durante seis horas, mientras que en los estratos herbáceo o arbustivo se ubicaron tres trampas interceptoras de vuelo (Malaise) durante seis horas, se realizaron golpeteos en el follaje de cinco plantas, al igual que 3 barridos de 50 pases dobles cada uno por medio de la red entomológica.

Muestreo de insectos antófilos. Se realizaron barridos con red entomológica sobre plantas en estado de floración; a cada insecto capturado se le aplicaron varias gotas de acetato de etilo para inmovilizarlo, luego se obtuvieon cargas polínicas con una microsección de 0.0016 mm^2 de gelatina (agua destilada 46%, glicerina 39.5%, gelatina 13.1%, fenol 1.3% y fucsina básica < 0.1%). Para la obtención de las cargas polínicas las secciones de gel se frotaban a nivel del aparato bucal, las patas y la región ventral del tórax de cada individuo; estas regiones corporales tienen con una alta posibilidad de contener elementos polínicos (Kearns & Inouye 1994). Cada individuo capturado y sus microsecciones de gelatina se depositaron temporalmente en bolsas resellables pequeñas con su respectiva rotulación. Posteriormente, se elaboraron las láminas semipermanentes con la gelatina, las cuales se sellaron con esmalte transparente, quedando disponibles para la observación al microscopio. Los especímenes capturados,

Tabla 1. Método de muestreo para el estudio de la fauna de artrópodos terrestre en el Humedal Jaboque.

COMPONENTE FAUNÍSTICO	MUESTRA	UNIDAD MUESTREAL	TÉCNICA
Artrópodos errantes sobre el suelo	Diez vasos	Un vaso	Trampa de caída
Artrópodos de follaje	Cinco plantas	Una planta	Golpeteo sobre vegetación
Insectos y arácnidos de vegetación herbácea y arbustiva	Tres repeticiones de 50 pases dobles	50 pases dobles	Barrido con red entomológica
Insectos voladores de vegetación arbustiva y arbórea	Tres trampas	Una trampa	Trampa Malaise
Insectos antófilos	Vegetación en floración	Una inflorescencia	Barrido con red entomológica

preservados en alcohol al 70%, fueron determinados taxonómicamente, catalogados y depositados en la colección entomológica del Instituto de Ciencias Naturales (ICN-MHN).

Fase de laboratorio. En esta etapa se realizó la identificación de las morfoespecies, la determinación taxonómica a nivel de familia, el censo o conteo de los individuos por morfoespecie, la cuantificación directa de las longitudes corporales por morfoespecie, la determinación taxonómica a nivel de familia de los insectos antófilos y la identificación de los tipos de polen obtenidos en campo. Para la determinación taxonómica a nivel de familia se emplearon, las claves y diagnosis de González & Carrejo (1992), Triplehorn & Johnson (2005) y Sáenz & De la Llana (1990). La separación de morfoespecies se obtuvo mediante la topografía de las alas, el tamaño corporal, el patrón de coloración, el tamaño de los individuos adultos y la presencia de pubescencias y microesculturas. En Araneae, la identificación y determinación se realizó principalmente por los patrones oculares y de coloración corporal.

Se hicieron registros fotográficos con cámara digital para el detalle y registro de cada morfoespecie identificada. La medición de la longitud corporal para la cuantificación de la biomasa por morfoespecie se realizó empleando papel milimetrado. El material colectado y determinado está depositado en la Colección entomológica del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (ICN-MHN). Para la identificación del material polínico se consultaron los trabajos de Bogotá *et al.* (1996) y Roubik & Moreno (1991), así como el material palinológico de referencia de varias plantas del Humedal. También se contó con la asesoría de los investigadores del Laboratorio de Palinología del Instituto de Ciencias Naturales.

Análisis de los datos. La cuantificación de la biomasa se calculó indirectamente mediante la longitud corporal de cada morfoespecie identificada y de acuerdo a la relación longitud/biomasa de Rogers *et al.* (1976):

$$\mathbf{B_e = N\ (0.0305L^{2.62})}$$

En esta ecuación B_e es la biomasa seca en mg, N es la abundancia y L es la media geométrica de la longitud corporal para las clases de tamaño relevantes. Se adoptaron las clases de tamaño citadas por Stork & Blackburn (1993). Por medio de esa información se obtuvo la biomasa seca de los taxones y grupos tróficos.

La asignación de cada categoría trófica se realizó con base en la información conocida en la literatura sobre hábitos alimenticios y se complementó con la apreciación de los aparatos bucales de los ejemplares. La diversidad de la fauna de artrópodos por comunidad vegetal se obtuvo a partir de la suma de individuos por morfoespecie y agrupando la información, obtenida de acuerdo a los métodos de captura de modo, siguiendo la metoodología d e Naranjo & Chacón (1997). Se construyeron matrices para la estimación de los índices de Simpson y Shannon & Wienner por medio del programa Biodiversity pro, versión 2 de1997.). Para el cálculo del estimador "*t*" se utilizó el método de Hutcheson (1970), con el objeto de comprobar diferencias significativas entre las comunidades de artrópodos delimitadas por criterios de asociación a comunidades de vegetación. La diversidad *B*, que mide el porcentaje de recambio de las morfoespecies entre las comunidades de artrópodos, se obtuvo a partir del inventario global de las morfoespecies y el cálculo del índice de similitud de Sorensen se obtuvo mediante el programa MSVP (Multivariate statistical package) versión 3.131, 2004. La diversidad *B* se calculó con la ecuación: Diversidad $B = 1 - I_s$ (Magurran 1988).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Composición y riqueza global de la fauna de artrópodos. Se identificaron 212 morfoespecies asociadas a cinco comunidades vegetales del Humedal Jaboque. Este grado de riqueza es alto teniendo en cuenta que Amat & Quitiaquez (1998) registraron 50 especies en el Humedal Juan Amarillo. La diferencia entre estos dos valores responden casi que exclusivamente a las diferentes intensidades de muestreo, ya que en el presente estudio los muestreos se cumplieron en un período de 15 días.

Las morfoespecies encontradas y su representación según ordenes, pertenecen a Diptera (62.3%), Hymenoptera (16.5%), Coleoptera (6.1%), Heteroptera (5.7%), Lepidoptera (1.4%), Odonata (0.9%) y Araneae (7.1%); Diptera con 132 morfoespecies es el grupo que más contribuye a la riqueza global. El predominio observado en la riqueza de este grupo concuerda con lo señalado por Amat & Quitiaquez, (1998); quienes registraron que el 45% de todas las especies pertenecen a Diptera en el Humedal Juan Amarillo. Amat & Blanco (2003) encontraron el mismo patrón en once humedales de la Sabana de Bogotá, encontrando que alrededor del 57% de las especies totales son de Diptera en estos humedales. La alta riqueza de insectos, especialmente de dípteros, en estos ambientes es promovida por la humedad y la abundancia de materia orgánica, principalmente en forma de detritus. Se ha comprobado que un incremento del 50% en la riqueza promedio de un humedal puede producirse con la introducción de materia orgánica a través de basuras y desechos (Amat & Quitiaquez 1998).

Araneae presentó quince morfoespecies (7% de la riqueza global) y es el tercer grupo en riqueza; luego Heteroptera con trece (6%) y Coleoptera con doce (6%). Lepidoptera y Odonata, grupos "emblemáticos" de los humedales, solo presentan el 1% de las morfoespecies totales (tres y dos, respectivamente). El segundo orden en riqueza es Hymenoptera, con 35 morfoespecies (17%); en el estudio de Amat & Blanco (2003), se encontró que Araneae y Coleoptera poseían la mayor riqueza de especies después de Diptera.

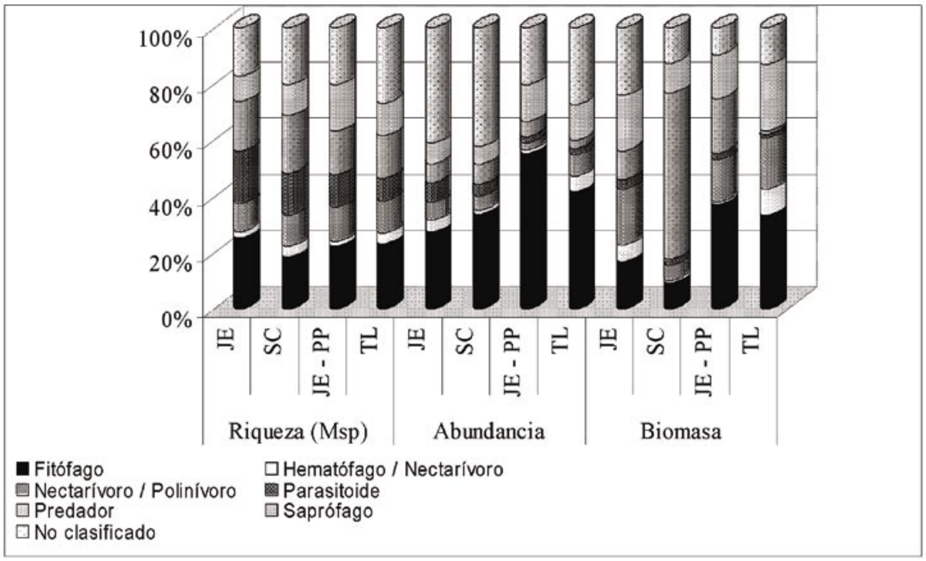
Las familias. Se reconocieron 48 familias de Arthropoda: 23 pertenecientes a Diptera, siete a Hymenoptera, seis a Heteroptera, seis a Araneae, cinco a Coleoptera y una a Odonata. Entre los dípteros, las familias con mayor número de morfoespecies fueron Dolichopodidae con 17, Muscidae con 17, Ephydridae con quince, Sciaridae con once, Tipulidae con nueve, Chironomidae con ocho y Syrphidae y Chloropidae con siete. En Hymenoptera sobresalieron en riqueza las familias Braconidae, Eulophidae e Ichneumonidae con trece, ocho y seis morfoespecies, respectivamente; mientras que en Coleoptera, Chrysomelidae con cinco morfoespecies y en Araneae la familia Araneidae presentó cuatro morfoespecies.

Se registraron representantes de Ephydridae, Sepsidae, Pipunculidae, Sarcophagidae, Scatopsidae, Tephritidae y Sciomyzidae, pertenecientes a Diptera; Saldidae de Heteroptera; Hydrophilidae de Coleoptera; y Eulophidae, Pteromalidae, Mymaridae, Encyrtidae y Scelionidae de Hymenoptera. Estas familias se dan a conocer por primera vez como elementos integrantes de la fauna de artrópodos de humedales en Colombia. El 22 % de todas las morfoespecies encontradas se concentran en las familias: Ephydridae, Muscidae, Drosophilidae, Sarcophagidae, Sepsidae, Chloropidae, Agromyzidae, Sciomyzidae y Otitidae. Estas grupos de Diptera aparecen con una alta frecuencia en los humedales de las regiones templadas (Keiper *et al.* 2002).

Organización trófica de la fauna de artrópodos en las comunidades vegetales. Los insectos fitófagos presentan valores altos a nivel de riqueza, abundancia y biomasa en todas las comunidades vegetales muestreadas, a excepción de *S. californicus* y *J. effusus*, en donde presentaron valores intermedios de biomasa. Los saprófagos presentan un nivel de bajo a alto en riqueza, e intermedio a alto en abundancia y biomasa; los nectarívoros polinívoros presentan niveles bajos a intermedios en riqueza, abundancia y biomasa (Fig. 1). Estos grupos tróficos representan una base importante de la cadena trófica animal; sus valores de riqueza en especies, abundancia y biomasa son altos en todas las comunidades de vegetación.Como es de esperar, los predadores y parasitoides poseen valores en riqueza de morfoespecies intermedios a altos y de abundancia intermedios a bajos. En cuanto a la biomasa, los predadores presentan niveles bajos a altos, mientras que los parasitoides presentan niveles bajos. *Schoenoplectus californicus* hace disponible una alta biomasa para los predadores (Fig. 1), esto es debido a la alta biomasa que presentan individuos de la familia Coenagrionidae.

El grado de cobertura vegetal puede afectar la composición y abundancia de algunos taxones y por lo tanto, influir en las distribuciones de los grupos tróficos (De Szalay & Resh 2000). Los cambios en la composición vegetal por otro lado, pueden afectar la abundancia en cada nivel trófico (Ferguson 2001), mientras que la estructura de la vegetación, influenciada tanto por la productividad como por la diversidad vegetal, puede ser muy importante en determinar la diversidad y abundancia de artrópodos en diferentes niveles tróficos (Lawton 1983). Las diferencias en la estructura en las distintas comunidades de vegetación podrían ser por lo tanto uno de los factores que determina la alta variación en las proporciones de abundancia, riqueza, pero sobretodo de biomasa en los grupos tróficos (Fig. 1). Otras variables o características cuantitativas y cualitativas relativas al componente edáfico y al recurso floral también podrían determinar la variabilidad encontrada de los grupos tróficos entre las comunidades relacionadas.

Figura 1. Cuantificación (%) de la riqueza, la abundancia y la biomasa de los grupos tróficos de la fauna de artrópodos en cuatro comunidades vegetales del Humedal Jaboque.

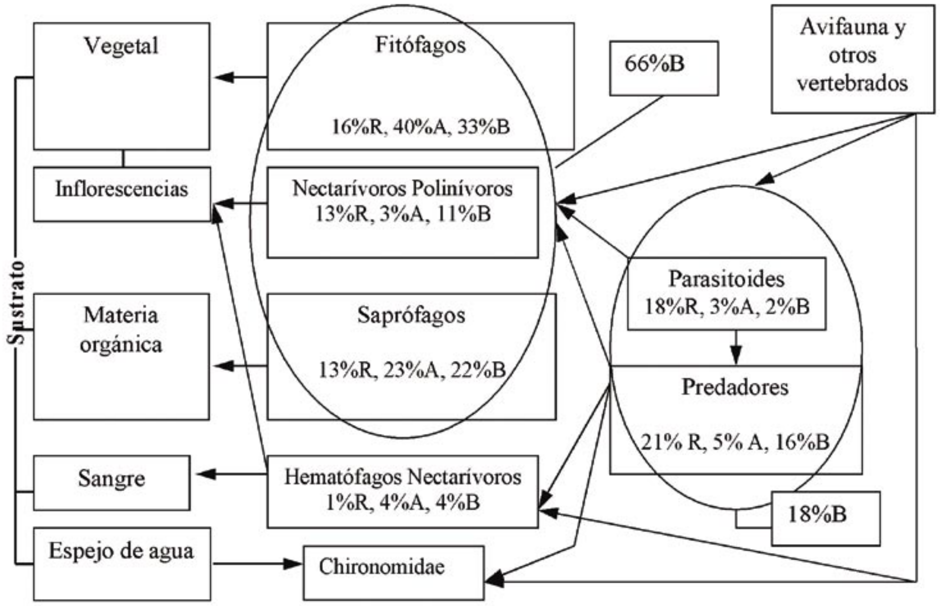


Organización trófica de la fauna de artrópodos. Los fitófagos y saprófagos son los grupos tróficos que poseen mayores biomasas con 33%, 22% y abundancias con 40% y 23% respectivamente, pese a que no presentan una riqueza alta de morfoespecies. El grupo de los nectarívoros polinívoros por otra parte, presenta un 13% de las morfoespecies, un 3% de la abundancia y un 11% de la biomasa. Estos tres grupos conforman juntos el 42% de la riqueza, el 66% de la abundancia, el 66% de la biomasa total de la comunidad y los niveles basales de las cadenas tróficas (Fig. 2). La biomasa en estos grupos se concentra en las clases de tamaño intermedias, con modas en las clases seis (de 1.7 a 2.1 mm) y ocho (de 3 a 4.1 mm) para fitófagos, ocho y diez (de 5.4 a 7.5 mm) para saprófagos y, diez y doce (de 10 a 3.5 mm) para nectarívoros polinívoros.

La energía disponible para los consumidores secundarios es menor, lo cual se ve reflejado en la biomasa que contienen los predadores con 16% y los parasitoides con un 2% y en la abundancia con un 5% para los predadores y un 3% para los parasitoides (Fig. 2). Como es de esperarse, los organismos más pequeños en la base de la cadena trófica son mucho más numerosos que sus predadores (Morin 2003). Los predadores poseen muy poca abundancia, sin embargo ésta se ve compensada por la alta biomasa que cada individuo de este grupo trófico generalmente posee, ya que la biomasa de estos aumenta con el tamaño concentrándose en las clases diez y catorce (de 18 a 25 mm) (Fig. 3).

Los parasitoides presentan una proporción considerable de riqueza del 18%, mientras que sus valores de abundancia (3%) y biomasa total (2%) son muy bajos. Su

Figura 2. Modelo de organización trófica de la fauna de artrópodos terrestres en un humedal altoandino de Colombia (Humedal Jaboque). *R= Riqueza de especies, A= Abundancia de individuos, B=Biomasa seca (mg).*


Vegetal
Fitófagos
16%R, 40%A, 33%B
66%B
Avifauna y otros vertebrados
Inflorescencias
Nectarívoros Polinívoros
13%R, 3%A, 11%B
Sustrato
Materia orgánica
Saprófagos
13%R, 23%A, 22%B
Parasitoides
18%R, 3%A, 2%B
Predadores
21% R, 5% A, 16%B
Sangre
Hematófagos Nectarívoros
1%R, 4%A, 4%B
18%B
Espejo de agua
Chironomidae

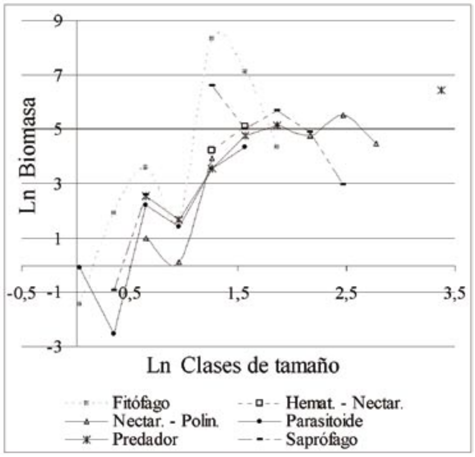


Figura 3. Relación entre el Ln tamaño y Ln biomasa según grupos tróficos.

biomasa aumenta con el tamaño siendo mayor en las clases de tamaño ocho y diez. Los predadores y parasitoides, que cumplen la función de controlar las poblaciones de especies pertenecientes a distintos grupos tróficos, presentaron una alta riqueza de morfoespecies, aunque con niveles bajos de abundancia y biomasa, comparados con otros grupos tróficos.

Los hematófagos/nectarívoros pertenecientes a la familia Culicidae se encuentran en las clases de tamaño 8 y 9 (de 4.1 a 5.4 mm); presentan un nivel bajo de riqueza del 1%, aunque con proporciones relativamente altas de abundancia y biomasa total, con 4% en cada uno de estos atributos. Las familia Chironomidae constituye un grupo para destacar por sus niveles relativamente altos de abundancia (8.26%) y de biomasa (5.21%); las especies de este grupo de insectos se desarrollan principalmente en áreas con espejo de agua, tienen una vida corta en estado adulto y poseen estrategias de reproducción y dispersión muy particulares en comparación con las especies de las otras familias de Diptera presentes (Hilsenhoff 2001).

Insectos antófilos (nectarívoros/ polinívoros). Los insectos antófilos están agrupados en los órdenes Diptera, Coleoptera y Heteroptera. Los dípteros presentan la mayor riqueza con un total de 22 morfoespecies; 16 de estas presentaron contenidos polínicos, lo cual representa el 64% de las morfoespecies capturadas. En cuanto a la abundancia de los antófilos, se encontraron 31 individuos, 23 de estos con polen correspondientes al 60.5% de los individuos capturados. Los dípteros, por lo tanto, conforman un grupo de interacción con las plantas muy importante por su condición de visitantes florales y polinizadores potenciales.

El aparato bucal lamedor y chupador de los insectos antófilos les permite alimentarse de fluidos expuestos y de partículas sólidas de pequeño tamaño como el polen (Proctor *et al.* 1996). El sentido del gusto, principalmente en la región del aparato bucal, es una adaptación importante para la polinización. Otros detalles como la habilidad de estos insectos para transportar el polen, además de la constancia y la efectividad de las moscas polinizadoras, indican que estas pueden contribuir significativamente con la polinización de las flores (Kearns 2001).

Se encontraron diez familias de Diptera con especies que visitan sustratos florales; de estas, especies de Muscidae, Syrphidae, Dolichopodidae, Tephritidae, Tipulidae y Sciaridae registraron contenidos polínicos y además son mencionadas como insectos polinizadores o de hábitos alimenticios nectarívoros polinívoros (Proctor *et al.* 1996, Amat & Blanco 2003). Sepsidae es una familia de hábitos saprófagos o asociadas a flores; González & Carrejo (1992) señalan que algunos géneros de esta familia están asociados con flores, sin embargo, este hábito debe confirmarse (tabla 2). En los humedales, Ephydridae es señalada como una familia con hábitos fitófagos, aunque algunas pueden ser también saprófagas o predadoras (Keiper *et al.* 2002). Muscidae, con seis morfoespecies (22%) tiene la mayor riqueza de insectos antófilos seguido de Syrphidae con cinco morfoespecies (18%). Aunque Syrphidae tiene menor riqueza de morfoespecies por familia, presenta mayor cantidad de tipos de polen. Estos dos grupos de insectos son indiscutiblemente los visitantes florales más importantes y esto se confirma para los humedales andinos (Kearns 2001). Proctor *et al*. (1996) afirman que las especies de Muscidae son visitantes florales ocasionales o regulares, pero no especializados como Syrphidae, ya que presentan adaptaciones especiales en el labelo, en el número de cerdas del aparato bucal y en las dimensiones de la proboscis, que les permité alimentarse de néctar, polen o de ambos.

Muscidae y Syrphidae son familias que se encuentran presentes en la gran mayoría de las comunidades vegetales del humedal, siendo clasificadas como familias generalistas en cuanto a selección de hábitats y con abundancias relativas globales intermedias (entre 1 y 5%) Estos taxones están calificados dentro de la fauna de artrópodos como de alta movilidad (Amat & Blanco 2003), hecho que es confirmado al encontrarse polen de Mimosaceae (*Acacia sp*) y de gimnosperma (*Pinus sp*), plantas características de la vegetación marginal de los humedales en las cargas polínicas de algunas especies de estas familias (Tabla 5). La alta capacidad de movilidad de las especies de estas familias les permite visitar diferentes inflorescencias, razón por la cual las morfoespecies de estas dos familias visitan hasta cinco tipos de infloresecencias.

Tabla 2. Comparación de la especialización en la visita de flores por parte de los insectos antófilos (familias) en el humedal Jaboque.

Familias	Tipos de polen por morfoespecie de insectos	Abundancia por morfoespecie de insectos
Syrphidae	0 – 5	1 – 3
Muscidae	1 – 5	1 – 3
Dolichopodidae	0 – 2	1
Tipulidae	3	2
Ephydridae	0	3
Tephritidae	1	1
Chrysomelidae	1 – 2	3
Heteroptera	1	1
Heleomyzidae	1 – 2	1
Sciaridae	0 - 3	1
Sepsidae	0	1
Sciomyzidae	0 – 1	1

Tipulidae y Sciaridae, registraron polen de plantas pertenecientes a Asteraceae, con néctar altamente disponible (Proctor *et al.* 1996). Estas familias de Nematocera, no son importantes insectos visitantes florales ya que presentan proboscis de pocos milímetros de longitud, característica que les impide aprovechar el recurso floral de la mayoría de flores; como consecuencia de ello, no influyen significativamente en la polinización de las plantas que visitan (Proctor *et al*. 1996). Se capturaron seis individuos de Coleoptera, cuatro con contenido polínicos lo que equivale al 10.5% de los visitantes con polen. Esos individuos corresponden a dos morfoespecies que registraron polen de las familias Asteraceae, Cyperaceae y Polygonaceae.

Entre las familias de plantas, es muy importante Asteraceae por ser la más visitada por especies de ocho familias de insectos, siete de Diptera y una de Coleoptera, y por 17 morfoespecies en total. Estos resultados son consistentes con la característica polinización de tipo entomófila que presenta Asteraceae; su estrategia de polinización es generalista, ya que la mayoría de sus especies son visitadas por una gran variedad de insectos (Proctor *et al.* 1996). Burtt (1961, citado en Proctor *et al.* 1996), sugiere que un avance particular de esta familia de plantas es el capitulo o cabezuela, que al estar compuesto de muchas flores que abren durante un periodo de una a dos semanas, cada una con un óvulo sencillo, permite una variedad de polinizadores. Las compuestas están entre las familias favorecidas por Syrphidae como visitantes florales (Proctor *et al.* 1996). Esta familia junto con Muscidae son las más importantes visitantes en las compuestas con cinco morfoespecies cada una.

Las familias de plantas Brassicaceae, Solanaceae, Mimosaceae y Polygonaceae, presentan algún grado de polinización entomófila y son visitadas por morfoespecies de varias familias de insectos en el humedal. Estos insectos visitan desde tres familias y cuatro morfoespecies en Polygonaceae hasta dos familias y dos morfoespecies en Brassicaceae, Solanaceae y Mimosaceae. Es común que la mayoría de flores entomófilas de las especies vegetales identificadas en este estudio reciban visitas de varios tipos diferentes de insectos; este patrón está ampliamente comprobado (Kearns 2001). El éxito de la polinización se ve multiplicado cuando varias especies visitan una misma especie, ya que su respectivo valor como polinizador es interdependiente (Thomson & Thomson 1992). Poaceae con tres familias y cuatro morfoespecies visitantes y Cyperaceae con dos familias y tres morfoespecies, están asociadas con insectos antófilos a pesar de poseer polinización anemófila (Tabla 5), por lo tanto este tipo de estrategia de polinización no excluye la visita e incluso la polinización por insectos. Acanthaceae y Araceae son plantas que pueden relacionarse con jardines o cultivos de flores cercanos a la vegetación del humedal. Acanthaceae es visitada por Syrphidae, mientras que Araceae lo es por Sciomyzidae y Heleomyzidae. Las morfoespecies visitantes presentan longitudes corporales relativamente grandes (3mm para Heleomyzidae, 7mm para Sciomyzidae y 8mm para Syrphidae) y corresponden a familias de dípteros que además se encuentran en la mayoría de las comunidades estudiadas, lo anterior indica su amplia capacidad de dispersión.

Valoración del predominio a nivel de riqueza, abundancia y biomasa entre los grupos de artrópodos. Los dípteros, se destacan como un grupo con gran predominio ecológico en los humedales alltoandinos gracias a su alta riqueza, abundancia y biomasa. Esto se debe al éxito ecológico que presentan en el humedal dado por presentar todos los patrones de distribución espacial reconocidos para todos los artrópodos. Sus especies son especialistas y generalistas en la selección de hábitats, es decir que se encuentran en una sola comunidad como es el caso de Pipunculidae, o en todas como en Ephydridae. La especies del grupo explotan una gran variedad de recursos que aprovechan, lo cual se observa en los hábitos alimenticios, que van desde saprófagos en Muscidae; fitófagos en Ephydridae; hematófagos nectarívoros en Culicidae; nectarívoros polinívoros en Syrphidae; parasitoides en Pipunculidae y predadores en Dolichopodidae. La mayoría de las familias de este grupo presentaron abundancias relativas altas, lo cual se ve reflejado en la biomasa.

El gradiente espacial entre el componente acuático dado por la fase acuosa, el espejo de agua y los hábitats más terrestres promueven también una gran heterogeneidad de este orden, ya que algunos grupos aprovechan más los hábitats del componente acuático, como las larvas de numerosas especies de Chironomidae, Culicidae, Tipulidae y Syrphidae; otros estarían más asociados a los bancos de barro, las orillas de arena, la vegetación emergente y las masas en descomposición de materia orgánica del componente terrestre, siendo estas locaciones las principales para la actividad de los adultos y las larvas de muchas especies de Cychlorrapha (Keiper *et al.* 2002). Otras especies de este suborden están especializadas a los hábitats de las áreas semiacuáticas como las orillas de fango, los depósitos de detritos, las masas de algas flotantes, las macrófitas y otras superficies relativamente expuestas (Keiper *et al.* 2002).

Heteroptera se destaca a nivel de abundancia y biomasa, equiparando los niveles de Diptera, debido a una gran concentración en abundancia de una morfoespecie de

Cicadellidae en la comunidad *B. laevis*. Los heterópteros son un grupo de gran importancia en virtud a estos parámetros, ya que las morfoespecies se distribuyen en la mayoría de comunidades con valores de abundancia considerables. Heteroptera es, en consecuencia, el segundo grupo en biomasa. Las familias de artrópodos predominantes en riqueza, abundancia y biomasa son Ephydridae, Chironomidae y Muscidae. Las especies de Muscidae y Ephydridae en estado adulto pueden ser detritívoros, filtradores, algívoros, predadores (Keiper *et al.* 2002) y en el caso de Muscidae nectarívoros polinívoros. Estas familias se encuentran distribuidas en la mayoría de las comunidades vegetales. Los variados hábitos alimenticios y los patrones de distribución que se pueden encontrar en Muscidae y Ephydridae, explicarían estos resultados, al relacionarse éstos con riqueza, abundancia y biomasa de igual forma que para Diptera como se explicó anteriormente. A nivel de riqueza y biomasa son importantes las familias Syrphidae, Tipulidae; y de Abundancia y biomasa Cicadellidae, Chironomidae, Drosophilidae y Culicidae. Tipulidae, Syrphidae y Muscidae por su alta biomasa y su distribución en la mayoría de comunidades de vegetación, junto con Coenagrionidae, e Hydrophilidae son importantes en la dieta de aves y otros vertebrados que habitan el humedal.

Diversidad. La comunidad dominada por *J. effusus* presentó la diversidad más alta de acuerdo con el índice de Shannon y Wiener (Tabla 3), seguida por la comunidad en mosaico *J. effusus–P. punctatum* y *S. californicus.* Los estimativos de diversidad enfocados en la dominancia de Simpson (1/D) y los de equitatividad presentan, valores inferiores en *J. effusus–P. punctatum, T. latifolia* y superiores en *J. effusus, S. californicus* (Tabla 3). Cada comunidad de Arthropoda varía en composición y abundancia de acuerdo con su vegetación asociada; aunque este patrón no se cumple al comparar *J. effusus–P. punctatum y S. californicus* (Tabla 4), hemos rechazado la hipótesis de que las comunidades comparadas poseen diversidades significativamente iguales.

Son numerosos los factores que pueden incidir en la diversidad de la fauna de artrópodos de un humedal; en una escala global deben tenerse en cuenta: el régimen climático, el tamaño y las características del espejo de agua, la heterogeneidad de hábitats, la diversidad de tipos de vegetación, la disponibilidad de recursos principalmente materia orgánica, la historia paleoecológica y el manejo del humedal (Amat & Blanco 2003). Ningún factor por separado podría explicar las diferencias en diversidad encontradas en las comunidades de artrópodos; en este caso el

Tabla 3. Abundancia, riqueza y diversidad de las comunidades de artrópodos terrestres de acuerdo con las comunidades vegetales. JE – PP= *Juncus effusus–Polygonum punctatum*. JE= *Juncus effusus*. SC= *Schoenoplectus californicus* TL= T*ypha latifolia*

Variable	**Comunidad vegetal**			
	JE	**SC**	**JE - PP**	**TL**
Abundancia	617	217	1773	300
Riqueza de morfoespecies	91	54	122	52
Diversidad de morfoespecies (H')	3,528	3,257	3,297	2,912
Equidad (J')	0,782	0,816	0,686	0,737
Diversidad de Simpson (D)	0,060	0,061	0,081	0,114
Diversidad de Simpson (1/D)	16,585	16,412	12,300	8,743

factor causal es la intervención conjunta de los siguientes factores:

- La variedad y disponibilidad de los recursos alimenticios que aprovecha la fauna de artrópodos, como la materia orgánica, las plantas, el recurso floral. Este hecho se evidencia en la diversidad trófica observada en cada una de las comunidades vegetales de acuerdo a la riqueza, la abundancia y la biomasa (Fig. 1).
- La estructura de las macrófitas y la posición de los humedales entre hábitats terrestres y acuáticos, promueven la diversidad de la fauna (Keiper *et al.* 2002) ya que la existencia de hábitats mesoacuáticos, acuáticos y edáficos propicia la colonización de muchas clases de insectos y otros artrópodos (Andrade & Amat 2000). La diversidad florística y la estructura de la vegetación lo hacen, al generar incrementos en la riqueza y diversidad de la fauna (Madden & Fox 1997)
- La densidad demográfica de grupos como Culicidae, Ephydridae y Syrphidae presente en humedales está correlacionada positivamente con el porcentaje de cobertura vegetal, mientras que Chironomidae e Hydrophilidae están correlacionados de forma negativa con este parámetro (De Szalay & Resh 2000).
- El gradiente espacio-temporal dado por las estacionalidad de las lluvias parece ser el factor más importante que afecta a las comunidades de insectos en los humedales. Poi de Neiff & Bruquetas (1989) encontraron por ejemplo, que varias colectividades de organismos están más condicionadas por la duración de una fase de inundación que por la magnitud del fenómeno. La estacionalidad, dada por el régimen bimodal anual pluviométrico, influye entonces notablemente en las poblaciones de organismos, ya que numerosas especies de insectos han sincronizado sus ritmos de fertilidad, con dependencia de la época en que se presentan las fases hidrológicas (Neiff 1997).
- La división espacial, temporal y trófica, que reduce el solapamiento de nichos entre las especies del Suborden Cychlorrapha en los humedales (Keiper *et al.* 2002). Esta división también podría presentarse para disminuir la competencia entre componentes de la fauna de artrópodos de humedales.

Futuras investigaciones en las que se dé a conocer taxonómicamente las especies y se aborden aspectos poblacionales podrán suministrar datos cuantitativos sobre el papel de los cinco factores antes descritos.

Diversidad Beta. Entre las distintas comunidades de artrópodos asociados a los tipos de vegetación se presentan diferentes grados de similitud; *J. effusus–P. punctatum, J. effusus* y *B. laevis* presentan mayores valores de similitud, por tanto, conforman un grupo con valores de este parámetro del 54 al 56%. Las comunidades de helófitas *S. californicus y T. latifolia* por otra parte, son muy diferentes en composición frente a las otras comunidades, tomando valores que van desde 33% hasta 43% de similitud; esto se

Tabla 4. Comportamiento estadístico de "*t*" para el índice de diversidad Shannon y Wiener entre las comunidades artrópodos procedentes de diferentes comunidades de vegetación. JE–PP= *Juncus effusus–Polygonum punctatum*. JE= *Juncus effusus*. SC= *Schoenoplectus californicus.* TL= T*ypha latifolia*

Comparación	T	T tablas	Conclusión
JE y SC	2,86	1,96	Rechaza Ho
JE y JE – PP	3,47	1,96	Rechaza Ho
JE y TL	6,31	1,96	Rechaza Ho
SC y JE – PP	0,47	1,96	Acepta Ho
SC y TL	3,09	1,96	Rechaza Ho
JE – PP y TL	4,33	1,96	Rechaza Ho

refleja indiscutiblemente en las comunidades de Arthropoda. En nuestro caso particular, las comunidades presentan porcentajes bajos de similitud según el índice de Sorensen, siendo la diversidad *B* entre las comunidades alto, con un 67% hasta un 44% de recambio de morfoespecies. Estos resultados se sustentan en el hecho que los diferentes ensamblajes en las comunidades de artrópodos terrestres están relacionados con variaciones en los agregados de vegetación semiacuática y acuática y con la superficie del espejo de agua (Schramm & Jirka 1989).

Patrones de distribución de las familias de artrópodos. Cuando el movimiento de los individuos tiene lugar dentro de un espacio, como el área de estudio del humedal, los modelos de optimización de forrajeo predicen que los individuos se mueven hacia los lugares, en donde ellos esperan hallar una mayor cantidad de energía neta por tiempo (Hanski 1982). También es posible hallarlos en lugares donde tienen una mayor probabilidad de supervivencia o éxito reproductivo. Cada especie puede seleccionar su hábitat en forma distintiva; sin embargo, es posible establecer generalizaciones y patrones sobre la distribución a nivel de familias entre las comunidades de vegetación. En nuestro caso, el patrón de distribución asociado con cada familia se determinó a partir del solapamiento de los patrones observados para cada una de las morfoespecies.

Los patrones de distribución encontrados para las familias dependen de características propias de sus especies, tales como la dispersión de sus estados inmaduros, el comportamiento sexual, los requerimientos alimenticios y la capacidad de movilidad de los adultos entre los hábitats o comunidades (Delettre *et al.*1992). Gaston & Lawton (1990) han señalado que en insectos lo más frecuente es una estrecha relación entre la abundancia local y su rango geográfico. Una especie localmente abundante por lo general tiene una variación geográfica amplia; esta presunción nos proporciona algunos elementos para relacionar, en su escala adecuada, la abundancia relativa global y la selección de hábitats (en este caso, comunidades vegetales) por parte de las familias de artrópodos presentes. En consecuencia, se pueden observar los siguientes patrones de distribución en el humedal de acuerdo con la abundancia relativa global y la distribución en las comunidades de vegetación por parte de las familias de artrópodos:

- Familias generalistas en cuanto a selección de hábitats (cuatro a cinco comunidades) y con valores altos de abundancia relativa global (entre 5 y 100%), como Chironomidae, Chloropidae, Drosophilidae, Ephydridae y Cicadellidae.
- Familias generalistas en cuanto a selección de hábitats y con valores intermedios de abundancia relativa global (entre 1 y 5%), como Culicidae, Dolichopodidae, Heleomyzidae, Muscidae, Sciomyzidae, Psychodidae, Syrphidae, Tipulidae y Braconidae.
- Familias medianamente generalistas en cuanto a la selección de hábitats (dos a tres comunidades) y con valores intermedios de abundancia relativa global, como Pyrrhocoridae.
- Familias generalistas en cuanto a la selección de hábitats y con valores bajos de abundancia relativa global (entre 0 y 1%), como Ichneumonidae, Phoridae, Sciaridae, Sepsidae, Aphididae, Chrysomelidae, Eulophidae, Pteromalidae, Tetragnatidae y Araneidae.
- Familias medianamente generalistas en cuanto a la selección de hábitats y con valores bajos de abundancia relativa global, como Dixidae, Carabidae, Mycetophilidae, Coccinellidae, Sarcophagidae, Staphylinidae,

Scatopsidae, Coenagrionidae, Mymaridae, Lycosidae, Cercopidae, Salticidae, Miridae, Anyphaenidae y Saldidae.

- Familias especialistas en cuanto a la selección de hábitats se encuentran presentes en una sola comunidad de vegetación, con valores bajos de abundancia relativa global, como Agromyzidae, Pipunculidae, Otitidae, Tephritidae, Hydrophilidae, Thomisidae, Encyrtidae y Scelionidae.

Para abordar la discusión de estos patrones de distribución se analizará a la familia Ephydridae y Chloropidae de la categoría uno y a Thomisidae, Otitidae y Agromyzidae pertenecientes a la categoría seis, ya que estas familias presentan patrones de distribución contrastantes e información disponible sobre su ecología.

Cuatro morfoespecies de Ephydridae son generalistas por su presencia en la mayoría de comunidades, además cuentan con abundancias altas; siete morfoespecies exhiben características intermedias entre generalistas y especialistas al encontrarse en algunas comunidades con pocos individuos y cuatro son especialistas de hábitat al presentarse en una sola comunidad. Ello conduce a la configuración de un patrón de distribución espacial en la mayoría de comunidades con una alta abundancia global (mayor al 5%).

Chloropidae, también está ampliamente distribuida entre las comunidades de

Tab1a 5. Composición y riqueza de morfoespecies de insectos antófilos con contenido polínico según familia vegetal visitada.

Familias visitantes florales	No. de morfoespecies	Familia vegetal	Tipo de polinización	No. de tipos de granos de polen
Tipulidae	1	Asteraceae	Entomófila	4
Syrphidae	5			
Muscidae	5			
Tephritidae	1			
Sciaridae	1			
Chrysomelidae	1			
Dolichopodidae	1			
Heleomyzidae	2			
Sciaridae	1	Poaceae	Anemófila	5
Syrphidae	2			
Tipulidae	1			
Chrysomelidae	2	Cyperaceae	Generalmente Anemófila	2
Muscidae	1			
Muscidae	2	Polygonaceae *(Polygonum* sp.*)*	Anemófila – Entomófila	2
Chrysomelidae	1			
Sciaridae	1			
Dolichopodidae	1	Brassicaceae	Generalmente Entomófila	1
Heteroptera	1			
Muscidae	1	Solanaceae	Entomófila	1
Heleomyzidae	1			
Heleomyzidae	1	Araceae	Generalmente Entomófila	1
Sciomyzidae	1			
Syrphidae	1	Mimosaceae (*Acacia* sp.)	Entomófila	1
Muscidae	1			
Syrphidae	1	Acanthaceae	Entomófila	1
Muscidae	1	Pinaceae (*Pinus* sp.)	Anemófila	1

vegetación, debido al solapamiento de los patrones de dispersión, distribución y las abundancias poblacionales entre las morfoespecies generalistas y especialistas de cada morfoespecie al igual que en Ephydridae. Estas variaciones en los patrones de distribución han sido tratadas por varios autores que examinan casos particulares de restricción de insectos a ciertas especies de plantas, su correlación con la densidad de las mismas, la calidad del sustrato y los hábitos alimenticios (Valley *et al.* 1969, De Szalay & Resh 2000, Keiper *et al.* 2002).

La distribución restringida encontrada de las arañas cangrejo (Thomisidae) por otra parte, no se relaciona con los métodos de dispersión de las crías, ya que estas utilizan la locomoción y la dispersión por el viento, lo cual les permite distribuirse a través de áreas amplias (Urones 2001). Sus hábitos de alimentación en cambio si lo hacen. Estas arañas cazan al acecho, permanecen inmóviles, sobre hojas y flores, por lo cual presentan generalmente coloraciones o formas crípticas que las hacen inconspicuas en el medio donde viven (Urones 2001), por ello su microhábitat es limitado, ya que requieren de un sustrato adecuado, para mimetizarse. La presencia exclusiva de un individuo de esta familia, en la comunidad *T. latifolia* se relaciona también con su hábito alimenticio predador, debido a que en este grupo trófico se presentan generalmente pocos individuos por morfoespecie. Otras familias, restringidas a una sola comunidad de vegetación, cuentan con especies especialistas como Otitidae y Agromyzidae (Allen & Foote 1992, Keiper *et al*. 2002). Esta característica determina, por lo tanto, la distribución diferencial de las especies de estas familias en una sola comunidad. La distribución de estas familias parece estar determinado por sus hábitos alimentarios y especialización a ciertos hábitats, más que a su capacidad de movilidad o dispersión.

CONCLUSIONES

La estructura trófica de la fauna de artrópodos en los humedales se sustenta sobre los niveles basales conformados principalmente por los fitófagos y saprófagos y luego por los nectarívoros polinívoros, indicando que tanto el recurso floral, el vegetal y de la materia orgánica en descomposición son importantes para la cadena trófica del humedal. Los predadores corresponden al grupo más relevante en la regulación de las poblaciones de artrópodos debido al carácter generalista de la mayoría de sus familias y a la alta biomasa global que presentan. Los parasitoides al tener una alta riqueza de morfoespecies también son importantes como reguladores dentro de la comunidad de artrópodos.

Los dípteros son el grupo más importante en riqueza y abundancia en insectos antófilos en el humedal, especialmente las familias Muscidae y Syrphidae, por lo cual podrían ser importantes en la reproducción de varias familias de plantas y como insectos antófilos dominantes en los síndromes de polinización generalistas, e incluso en la fecundación de algunas familias de plantas de polinización preferentemente anémofila como las Poaceae. Varias familias de este orden, especialmente Ephydridae, Muscidae y Chironomidae, presentan un alto predominio y éxito ecológico, lo cual se evidencia por su alta riqueza, abundancia y biomasa. Estos grupos además explotan una gran variedad de recursos alimenticios y se encuentran en todas las comunidades estudiadas. Los dípteros también presentan una riqueza trófica, lo que significa una alta adecuación del grupo para la explotación de los recursos.

Entre las comunidades de vegetación consideradas se aprecia una fauna de artrópodos variable en composición, diversidad de especies y diversidad trófica, que permite afirmar que las diferencias en las condiciones ecológicas de éstas se reflejan en diferencias en la comunidad asociada de artrópodos. Esto se explica principalmente por la variedad y la disponibilidad de los recursos alimenticios, por la disponibilidad y la heterogeneidad de hábitats y microhábitats y por la estructura y la composición de la vegetación de macrófitas. Los patrones de dispersión o movilidad, las abundancias poblacionales entre las especies de hábitos generalistas y especialistas y la riqueza de especies influyen en los patrones de distribución de las familias de artrópodos entre las comunidades de vegetación del humedal.

AGRADECIMIENTOS

A la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá (EAAB), institución que aportó los fondos necesarios para la financiación mediante el convenio de cooperación interinstitucional. Queremos expresar nuestros sinceros agradecimientos a Orlando Rangel por facilitar el desarrollo adecuado del presente trabajo y por su atención constante en el marco del proyecto de restauración y conservación del Humedal Jaboque. Al Instituto de Ciencias Naturales, por facilitar la logística y sus instalaciones para la ejecución de la fase de laboratorio y en general el desarrollo del proyecto. A Rodrigo Sarmiento, por su compañía y colaboración durante las fases de campo y laboratorio. A Eduardo Amat, Diego Campos y Héctor Gasca por su ayuda en la determinación taxonómica de algunos grupos y a los especialistas del Laboratorio de Palinología del Instituto de Ciencias Naturales por su ayuda en la determinación taxonómica del polen.

LITERATURA CITADA

ALLEN E. J. & B. A. FOOTE. 1992. Biology andimmature stages of *Chaetopsis massyla* (Diptera: Otitidae), a secondary invader of herbaceous stems of wetland monocots. Proc. Entomol. Soc. Wash. 94:320–28

AMAT, G. & G. QUITIAQUEZ. 1998. Un estudio de la entomofauna de humedales: El Humedal Juan Amarillo en Bogotá. Págs. 107 – 123 en: E. Guerrero (ed.). *Una aproximación a los humedales en Colombia*. Fondo FEN Colombia- Unión Mundial para la Naturaleza (UICN), Bogotá.

AMAT, G. & E. BLANCO. 2003. Artropofauna de los humedales de la Sabana de Bogotá. Págs. 90-106 en: Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá (EAAB) y Conservación internacional – Colombia (eds.). Los Humedales de Bogotá y la Sabana. Tomo I, Bogotá.

ANDRADE, M. G. & G. AMAT. 2000. *Guía preliminar de insectos de Santa Fe de Bogotá y sus alrededores.* DAMA, Bogotá.

ANÓNIMO.1999. Situación de las cuencas de la tierra en Colombia: visión general. Sociedad Geográfica de Colombia. Academia de Ciencias Geográficas, Santafé de Bogotá.

BOGOTÁ, R G., S. J. LAMPREA & O. RANGEL. 1996. Atlas Palinológico de la Clase Magnoliopsida en el Páramo de Monserrate. Págs 131 – 192 en ECOAN (ed.). *El páramo, ecosistema a proteger. Fundación Ecosistemas Andinos*, Santa Fe de Bogotá.

BURTT, B. L. 1961. The Compositae and the study of functional evolution. Transactions of the Botanical Society of Edinburg 39:216-232.

DELETTRE, Y., P. TREHEN & P. GROOTAERT. 1992. Space heterogeneity, space use and short – range dispersal in Diptera: A case study. Landscape Ecology Vol. 6 no. 3:175-181.

DE SZALAY, F. A. & V. H. RESH. 2000. Factors influencing macroinvertebrate colonization of seasonal wetlands: responses to emergent plant cover. Freshwater Biology 45: 295–308.

FERGUSON, S. 2001. Changes in trophic abundance of soil arthropods along a grass-shrub-forest gradient. Can. J. Zool. 79: 457–464.

Gaston, K. J. & J. H. Lawton. 1990. Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. Oikos 58: 329-335.

González, R & N. S. Carrejo. 1992. *Introducción al estudio de los Diptera*. Centro Editorial Universidad del Valle, Cali.

Hanski, I. 1982. On patterns of temporal and spatial variation in animal populations. Ann. Zool. Fennici 19: 21–37.

Hershey, A. & G. A. Lamberti. 2001. Aquatic insect ecology. Págs. 733–755 en: J. H. Thorp & A. P. Covich (eds.). *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Academic Press, San Diego.

Hernández, J., J. O. Rangel-Ch. & A. Granez. 2003. La vegetación de Jaboque. Informe final. Convenio de Cooperación Interinstitucional Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá-Universidad Nacional de Colombia.

Hilsenhoff, W. L. 2001. Diversity and Classification of insects and Collembola. Cap. 17, págs. 661 -731 en: J. H. Thorp & A. P. Covich (eds.). Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates. Academic Press, San Diego.

Hutcheson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. J. Theor. Biol 29: 151-154

Kearns, C. A. & D. W. Inouye. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Niwot, Colorado.

Kearns, C. A. & D. W. Inouye**.** 1994. Fly pollination of *Linum lewisii* (Linaceae). *American Journal of Botany* 8:1091-1095.

Kearns C, A. 2001. North American dipteran pollinators: Assessing their value and conservation status. *Conservation Ecology* 5(1): 5.

Keiper, J.B., W. E. Walton & B. A. Foote. 2002. Biology and Ecology of higher Diptera from Freshwater Wetlands. *Annual Review of Entomology* 47: 207-232.

Lawton, J. H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. Annu. Rev. Entomol. 28: 23-39.

Madden, K.E & B. J. Fox. 1997. Arthropods as indicators of the effects of fluoride pollution on the succession following sandmining. J. Appl. Ecol. 34: 1239–1256.

Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and its measurement.* Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.

Márquez, G. E. 2003. Bienes y servicios ecológicos de los humedales. Págs.13 -28 en: Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá (EAAB) y Conservación Internacional – Colombia (eds.).Los humedales de Bogotá y la Sabana. Tomo II, Bogotá

Morin, P. J. 2003. *Community ecology.* Blackwell Science, Malden, Massachusetts.

Naranjo, L. G. & P. Chacón De Ulloa. 1997. Diversidad de insectos y aves insectívoras de sotobosque en hábitats perturbados de selva lluviosa tropical. Caldasia 19: 507–520.

Neiff, J. 1997. El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica. Págs. 1- 49. En: A. I. Malvarez, & P. Kandus (eds.). *Tópicos sobre grandes humedales sudamericanos.* ORCYT-MAB (UNESCO).

Poi de Neiff, A. S. & I. Y. Bruquetas de Zozaya. 1989. Efecto de las crecidas sobre las poblaciones de invertebrados que habitan macrófitas emergentes en las islas del río Paraná. Rev.Hydrobiol. Trop. 22(1): 13-20.

Proctor, M., P. Yeo & A. Lack. 1996. *The Natural History of pollination.* Harper Collins, Londres.

Rogers, L. E., W. T. Hinds & R. L. Bushbom. 1976. A general weight vs length relationchip for insects. Annals of the Entomological Society of America.69: 387-389

ROUBIK, D. W & J. E. MORENO. 1991. *Pollen and Spores of Barro Colorado Island*. Missouri Botanical Garden, San Luis.

SÁENZ, M. R. & A. A. DE LA LLANA. 1990. *Entomología Sistemática*. Universidad Nacional Agraria. Managua, Nicaragua.

SCHRAMM, H L. & K. J. JIRKA. 1989 Effects of aquatic macrophytes on benthic macroinvertebrates in two Florida lakes. Journal of Freshwater Ecology 5: 1–12.

STORK, N. E. & T. M. BLACKBURN. 1993. Abundance, body size and biomass of arthropods in tropical forest. Oikos 67: 487-489.

THOMSON, J & B. THOMSON. 1992. Pollen presentation and viability schedules in animal-pollinated plants: consequences for reproductive success. Págs. 1-24 *en:* R. Wyatt (ed.), *Ecology and evolution of plant reproduction: new approaches.* Chapman and Hall, Nueva York.

TRIPLEHORN, C. A & N. F JOHNSON. 2005. *Borror and Delong´ introduction to the study of insects*. Thomson Brook/Cole, México, D. F.

URONES, J. C. 2001. Introducción al estudio de las arañas cangrejo (Thomisidae). Estudio de la especie *Thomisus ornustus* Walckenaer en la provincia de Salamanca. Grupo Ibérico de Aracnología, Zaragoza. http://entomologia.rediris.es/gia/frames/biblio/basica/thomisidae.htm

VALLEY K. R., R. T. WEARSCH & B. A. FOOTE. 1969.Larval feeding habits of certain Chloropidae (Diptera). Proc. Entomol. Soc. Wash. 71:29–34.

Recibido: 17/08/2005
Aceptado: 05/12/2005